Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über Organbildung an Adventivknospen von *Tolmiea Menziesii* (Tor et A. Gray)

Von

Gabriele Rzimann[1]

Aus der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien (Botanische Abteilung, Vorstand L. Portheim)

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. Juni 1926)

Vöchting (14) stellt sich in seinen grundlegenden Untersuchungen über Organbildung im Pflanzenreich die Aufgabe zu erforschen, »wie innere und äußere Kräfte einerseits auf den Ort der Neubildung, anderseits auf die Ausbildung schon vorhandener, aber ruhender Anlagen« von Wurzeln und Sprossen »wirken«. Welche Faktoren bei Adventivbildungen eine Rolle spielen, wurde von verschiedenen Forschern untersucht. Sachs (13) hat als erster die Entwicklung gewisser Organe auf bestimmte Stoffe zurückgeführt. Nach Goebel (4) sind es äußere und innere Ursachen, welche die Ausbildung von Sprossen und Wurzeln in den Blattkerben von *Bryophyllum* (*calycinum*, *crenatum* und anderen Arten) verursachen, hauptsächlich Störungen der Korrelationsbeziehungen beim Durchschneiden von Nerven, bei Entfernung oder Inaktivierung aller Sproßvegetationspunkte oder bei Unterdrückung der Wurzelbildung in Stecklingen. Ähnliche Verhältnisse findet Goebel bei *Begonia Rex*. Er führt den Anstoß zur Entwicklung oder Ausbildung von Sproßvegetationspunkten in beiden Fällen auf das Vorhandensein der nötigen Baumaterialien zurück.

J. Loeb (8 *a* bis *g*) prüft die Regenerationserscheinungen an Stämmen und Blättern von *Bryophyllum calycinum* und kommt zu folgenden Resultaten:

1. Blätter an der Basis regenerierender Stämme beschleunigen die Sproßbildung, Blätter an der Spitze die Wurzelbildung am Stamm. Das Blatt sendet wurzelbildende Substanzen gegen die Basis und sproßbildende gegen die Spitze eines Stammes.

2. Die Masse der regenerierten Sprosse an der Spitze eines Stammes ist proportional der Masse des assimilierenden basalen Blattes, ebenso ist die Hemmung der Sproßbildung in basalen Knospen und die Beschleunigung der Wurzelbildung proportional der Masse der apikalen Blätter.

---

[1] Ein Auszug dieser Arbeit erscheint unter dem Titel: Mitteilungen aus der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien (Botanische Abteilung, Vorstand L. Portheim). Über Organbildung an Adventivknospen von *Tolmiea Menziesii* von Gabriele Rzimann. (Vorläufige Mitteilung im Akademischen Anzeiger. 1926, Nr. 14.)

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dostal (3) untersucht bei verschiedenen Pflanzen die Rolle, welche die Laubblätter bei der Entwicklung von Achseltrieben spielen, sowie die Aufgabe, welche dabei den vorhandenen Nährstoffen zukommt. Er findet, daß das Stützblatt bestimmt, ob der Axillartrieb sich zum Ausläufer, Laubsproß oder Blütensproß entwickelt, daß diese Form mithin abhängig ist vom Verhältnis der zugeführten Mengen organischer und anorganischer Nährstoffe, also vom Quotienten $\frac{\text{Kohlehydrate}}{\text{mineralischen Nährsalzen.}}$

Die vorliegende Arbeit stellt sich eine den obigen Untersuchungen ähnliche Aufgabe, nämlich die Abhängigkeitsverhältnisse der Organbildung an den Adventivknospen von *Tolmiea Menziesii*, einer nordamerikanischen Saxifragee, zu prüfen. Auch bei *Tolmiea Menziesii* handelt es sich um Adventivbildungen, nämlich um blattbürtige Knospen, deren morphologische und anatomische Verhältnisse von Lukasch (9) näher untersucht worden sind. Nach dieser Arbeit treten die Knospen »stets in den obersten Partien des Blattstieles auf, dort wo derselbe in das Blattgewebe selbst übergeht, und zwar im Grundgewebe zwischen den Gefäßbündeln.« Die ersten zur Knospenbildung führenden Zellteilungserscheinungen sind schon in den ersten Wachstumsstadien der Blätter zu finden und auch an den jüngsten eben erst entfalteten Blättern sind die Knospenanlagen bereits äußerlich sichtbar. Die Wurzelanlagen finden sich »erst dann vor, wenn die Knospenanlagen etwas weiter fortgeschritten sind, aber immerhin schon frühzeitig, wenn die Mutterblätter erst eine Länge von 1·5 bis 3 *cm* erreicht haben«.

Zur Ausbildung der Organe kommt es an normal wachsenden Pflanzen entweder gar nicht oder in einem späteren Entwicklungsstadium. Insbesondere tritt — soviel ich feststellen konnte — Wurzelbildung selbst an alten Blättern niemals auf, solange sie sich in normaler Lage befinden, sondern nur in einzelnen Fällen, wenn sie den Boden berühren. Dagegen kommt es früher oder später zur Entfaltung der Blattanlagen am Stock, namentlich an alten Blättern, doch auch ausnahmsweise an jüngeren, ohne daß eine bestimmte äußere Ursache dazu stets aufzufinden wäre. Werden jedoch Blätter, deren Knospen noch keine Blättchen entwickelt haben, von der Pflanze abgeschnitten, so kommt es nun an ihnen zur Bildung von Sprossen und Wurzeln, wenn sie mit einem Teile des Blattstieles in Wasser weiter kultiviert werden.

Wenn nun weiterhin von »erster« Wurzel- und Blatt-»Bildung« die Rede sein wird, so ist damit ihr Sichtbarwerden außerhalb des Knospengewebes, nicht aber etwa eine Neubildung der Anlagen innerhalb der Knospe (Blätter) oder innerhalb des Blattstieles (Wurzeln) gemeint. Die Anlagen für die ersten Blätter und Wurzeln sind ja, wie Lukasch[1] festgestellt hat, sowohl an den zu den

[1] J. Lukasch, l. c., p. 1, 4.

Versuchen verwendeten, wie an den am Stock Sprosse bildenden Pflanzen immer schon vorhanden.

Die Wurzelbildung erfolgt an abgeschnittenen Blättern in der Weise, daß am oberen Ende des Blattstiels auf der Oberseite, 1 bis 2 *mm* unter der Adventivknospe, zwei Würzelchen meist ziemlich gleichzeitig hervortreten und zu kräftigen, oft gleichlangen Strängen heranwachsen. Diese Adventivwurzeln wurden zu den vergleichenden Messungen herangezogen. Sie verzweigen sich reichlich, besonders an der Wurzelbasis. Eine dritte auf der Stielunterseite mitunter entspringende Wurzel erreicht selten eine bedeutende, den beiden erstgenannten Wurzeln gleiche Länge und fehlt, wie aus den weiteren Ausführungen zu ersehen sein wird, gänzlich bei gewissen Versuchsbedingungen. Sie wurde daher nicht bei den Adventivwurzeln in Rechnung gezogen, wiewohl drei Wurzelstränge den drei Gefäßbündeln des Blattes entsprechen und von Lukasch[1] als gleichwertig betrachtet werden.

Bei längerer Versuchsdauer gesellen sich zu diesen zwei oder drei Hauptsträngen von Adventivwurzeln weitere, die in Reihen über oder neben den bereits vorhandenen stehen. (Lukasch[1].) Diese werden in den weiteren Ausführungen gemeinschaftlich mit den Nebenwurzeln besprochen werden. Mitunter treten außer den geschilderten noch Adventivwurzeln am unteren Ende des abgeschnittenen Blattstieles auf.

Der Sproß besteht aus einem ganz kurzen, anfangs 2 bis 3 *mm* langen Stämmchen, an welchem sich die Blätter in längeren oder kürzeren Intervallen nacheinander in gleicher Weise am Stock wie am abgeschnittenen Blatt entwickeln. Im folgenden wurde aber nur auf die Blattbildung Rücksicht genommen, da das Sproßstück so kurz ist, daß seine Länge durch die gewöhnlichen Messungsmethoden nicht bestimmt werden kann.

Art der Versuchsanstellung.

Um den Einfluß des Blattes auf die an seinem Grunde angelegte Knospe (des »Mutterblattes« nach Lukasch) festzustellen, wurde an abgeschnittenen Blättern von *Tolmiea* die Lamina fast ganz entfernt, so daß nur die Adventivknospen auf dem Blattstiel verblieben. An anderen Blättern wurde einhalb bis dreiviertel der Lamina durch Quer- oder Längsschnitte abgetrennt, wobei an einigen Blättern der Mittelnerv entfernt wurde, an einigen erhalten blieb. Da diese letzteren Versuche nicht zu endgültigen Resultaten geführt haben, so sind im folgenden vornehmlich nur die klaren Versuchsergebnisse an »laminalosen« Pflanzen *(B)* berücksichtigt. Weil die Entfernung der Lamina tiefgreifende Veränderungen hervorruft (da Assimilation, Transpiration und Nährstoffzufuhr aus

[1] J. Lukasch, l. c., p. 4.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dem Blatt unmöglich sind), so wurde auch untersucht, ob Ausschaltung eines Teiles der Funktionen des Mutterblattes (Assimilation und Transpiration) zu denselben Resultaten führt; zu diesem Zwecke wurden Blätter mit schwarzem Kartonpapier ganz oder teilweise oder nur die Knospe verdunkelt *(C)*. Nur der erste Vorgang hatte hier eindeutige Ergebnisse. Auch wurden Versuchspflanzen unter Dunkelsturz gestellt.

Um den Einfluß der Nährstoffversorgung der Knospe durch die Gefäßbündel zu studieren, wurde Unterbindung der Saftzufuhr durch Verletzung der Hauptnerven herbeigeführt *(D)*.

a) Die Hauptnerven[1] der Blätter wurden soweit herausgeschnitten, daß die verbleibenden Laminateile noch mit dem Blattgrund und der Knospe in Verbindung standen.

b) Die Blattnerven wurden am Blattgrund durchschnitten und bei einem Teile durch daruntergeheftetes Filtrierpapier feucht gehalten.

c) Die Blattnerven wurden nahe dem Blattrand durchschnitten.

Jeder modifizierten Versuchsreihe wurde natürlich eine Kontrolle *(A)* mit normalen Mutterblättern, also mit unverletzter und unverdunkelter Lamina zugezogen (im nachfolgenden »Normalpflanzen« genannt, um eine verwirrende Ausdrucksweise zu vermeiden).

Die Versuchsaufstellung geschah in folgender Weise:

Gleichgroße Einsiedegläser wurden mit Hochquellenwasser gefüllt und mit Organtin (Tüll) überspannt. Die abgeschnittenen, möglichst gleichgroßen Blätter, die gleichlange Stiele (etwa 3 *cm*) und möglichst gleich alte Knospen hatten, wurden durch die Maschen des Organtins gesteckt und die Gefäße unter Glassturz, also im dunstgesättigten Raum, im Glashaus der Biologischen Versuchsanstalt aufgestellt. Es waren also alle Pflanzen einer Versuchsreihe den gleichen Bedingungen der Temperatur, des Lichtes und der Luftfeuchtigkeit unterworfen.

Zahl der Versuchsreihen 17 mit 381 Pflanzen.

Nach den Versuchserfahrungen muß unterschieden werden zwischen ausgebildeten Blättern mit ebensolchen Knospen, deren Weiterentwicklung durch äußere oder innere Faktoren gehemmt ist, und jenen ausgebildeten und unausgebildeten Blättern, bei welchen die Knospenbildung wahrscheinlich noch nicht vollendet ist. Blätter der ersten Art, vom Sommer oder Herbst stammend, fanden sich an Pflanzen, die Winters über in einem kalten Raum standen, wo infolge der niederen Temperatur die weitere Knospen- und Blattentwicklung gehemmt war (im folgenden »alte« Blätter, beziehungsweise Knospen genannt), und welche erst am Ende des Winters

[1] J. Lukasch, l. c., p. 1, unterscheidet drei Hauptnerven, deren zwei sich sehr nahe an der Basis nochmals teilen.

oder im folgenden Frühjahr zu Versuchen verwendet wurden. Blätter der zweiten Art (»junge« genannt), sind am Stock gebildete Blätter, die entweder während der günstigen Jahreszeit oder aber im Winter im Warmhause, also stets unter günstigen Vegetationsverhältnissen wuchsen und die alsbald zu den Versuchen verwendet wurden.

Die Bestimmung der Versuchsergebnisse erfolgte durch Vergleiche und Messungen, die zu Anfang der Knospenentwicklung jeden zweiten bis dritten Tag, später in größeren Intervallen vorgenommen wurden. Bestimmt wurde die Länge der (2) Adventivwurzeln, der jungen Blattstiele und eine Vergleichszahl für die Größe der Blattfläche an den Sproßblättchen. Die Vergleichszahlen wurden gewonnen als Produkt von Länge (von der Knospe bis zur Blattspitze) × größte Breite; davon wurden durchschnittliche Werte für jede Versuchsreihe und jede Messung errechnet und in Tabellen zusammengestellt. Der Vergleich der Seitenwurzeln und der später gebildeten Adventivwurzeln erfolgte durch Schätzung.

Die Resultate, die sich aus allen Tabellen ergeben, sollen nun im nachfolgenden besprochen werden.

Die folgende Tabelle enthält einen wegen Raummangels sehr kurzen Auszug der aufgestellten Tabellen. Es wurden darin zwei charakteristische Zeitpunkte zur Mitteilung gewählt:

a) $2^1/_2$ bis 4 Wochen (je nach Alter der Knospen) nach Versuchsbeginn, da zu dieser Zeit die Pflanzen noch mehr minder die Erscheinungen der ersten Entwicklung zeigen, aber immerhin alle Knospen schon Blätter und Wurzeln ausgebildet haben.

b) 9 bis 10 Wochen nach Versuchsbeginn, da alle eigenartigen Wechselerscheinungen des Wachstums bereits eingetreten sind und die Entwicklung schon einige Zeit im gleichen Sinne vorgeschritten ist.

Tabelle.

Versuchsnummer	Datum der Messung	Versuchstag	Art der Knospen	Zahl der Pflanzen pro Glas			Durchschnittliche Wurzellänge pro Pflanze in *cm*			Blattzahl pro Glas			Durchschnittliche Blattfläche pro Pflanze in cm^2		
				Normalpflanzen	Pflanzen ohne Lamina	Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Normalpflanzen	Pflanzen ohne Lamina	Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Normalpflanzen	Pflanzen ohne Lamina	Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Normalpflanzen	Pflanzen ohne Lamina	Pflanzen mit verdunkelter Lamina
I.	14./3. 1925	18	alte	4	4	3	5·7	2·9	0	5	6	2	1	1·6	0·4
	25./5. 1925	70		4	4	2	23·4	7·4	0	23	16	9	19·4	7·4	2·8
II.	21./3. 1925	18	alte	3	3	3	2·2	7·6	0·6	4	4	3	0·8	2·4	1·6
	12./5. 1925	70		3	3	2	12·7	15·4	7·5	15	15	12	18·8	13	6·3
III.	13./2. 1926	17	alte	4	4	4	1·4	2·7	2·8	5	3	1	0·1	0·6	0·3
	17./4. 1926	80		4	3	4	23·3	6·3	7·1	20	10	9	12·4	2·5	10·9
IV.	13./2. 1926	17	alte	4	4	4	3·7	0·6	0	4	3	2	0·4	0·1	0
	17./4. 1926	80		4	2	3	30	13	4	15	6	10	9·8	2·3	3·1
V.	25./4. 1925	27	junge	3	3	3	0·9	1	0·2	2	4	1	0·1	0·4	0·1
	12./6. 1925	75		3	3	3	20·4	3·6	7·8	12	11	12	6·3	1·2	5·9
VI.	28./4. 1925	24	junge	3	3	3	1·1	0·5	0	2	3	1	0·1	0·3	0·1
	13./6. 1925	70		3	2	2	14·9	6·3	4	8	7	8	3·1	1·3	4

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(Fortsetzung der Tabelle.)

Versuchsnummer	Datum der Messung	Versuchstag	Art der Knospen	Zahl der Pflanzen pro Glas: Normalpflanzen	Zahl der Pflanzen pro Glas: Pflanzen ohne Lamina	Zahl der Pflanzen pro Glas: Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Durchschnittliche Wurzellänge pro Pflanze in *cm*: Normalpflanzen	Durchschnittliche Wurzellänge pro Pflanze in *cm*: Pflanzen ohne Lamina	Durchschnittliche Wurzellänge pro Pflanze in *cm*: Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Blattzahl pro Glas: Normalpflanzen	Blattzahl pro Glas: Pflanzen ohne Lamina	Blattzahl pro Glas: Pflanzen mit verdunkelter Lamina	Durchschnittliche Blattfläche pro Pflanze in *cm²*: Normalpflanzen	Durchschnittliche Blattfläche pro Pflanze in *cm²*: Pflanzen ohne Lamina	Durchschnittliche Blattfläche pro Pflanze in *cm²*: Pflanzen mit verdunkelter Lamina
VII.	29./5. 1925	23	junge	3	4		0	0·4		3	6		0·2	1·2	
	9./7. 1925	64		3	4		6	4·6		21	21		5·9	3	
VIII.	2./10. 1925	17	junge	5	5	5	0·4	3	1·7	3	7	3	0	0·5	0·2
	21./11. 1925	65		5	5	5	12·7	14·4	13·5	17	14	14	4	3	11·3
IX.	5./10. 1925	16	junge	5	5	5	0·8	2·1	0·9	5	5	4	0·2	0·6	0·2
	25./11. 1925	66		5	5	5	19·4	10·2	10·3	16	15	15	5·2	3·6	8·7
X.	21./10. 1925	21	junge	5	5	5	3	0·4	0·6	5	6	2	0·2	0·6	0·2
	2./12. 1925	63		5	5	5	20·2	2·9	1·8	15	12	7	4	1·6	2
XI.	28./10. 1925	19	junge	5	5	5	2·3	1	0·9	4	6	4	0·2	0·8	0·1
	5./12. 1925	57		5	5	5	16·9	8	5·5	19	13	9	8·1	2·9	4
XII.	2./12. 1925	18	junge	5	5	5	5·5	2	3·8	6	5	6	0·4	0·5	0·2
	9./1. 1926	55		5	5	5	13·3	4·9	7·3	13	10	15	4·2	1·5	4·3

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Entwicklung von Wurzeln und Sprossen unter verschiedenen Versuchsbedingungen.

I. Adventivwurzeln.

A. Wurzelbildung an Normalblättern (17 Versuche mit 24 alten und 56 jungen Blättern).

Bei alten Knospen geht das erste Auftreten der Wurzel der ersten Blattbildung mehr weniger (3 bis 7 Tage) voraus oder beide erfolgen gleichzeitig, bei ganz jungen Knospen eilt die Blattbildung der Wurzelbildung deutlich (bis 14 Tage und mehr) voran. Im ersten Fall werden die Wurzeln schon nach 4 bis 7 Tagen sichtbar, im zweiten erst nach 3 bis 4 Wochen. Bei Pflanzen, deren Mutterblätter im Alter zwischen den beiden Extremen stehen, sind, was die Zeit der Entwicklung anbelangt, alle Zwischenstufen zu beobachten. Während sich bei alten Knospen die einzelnen Versuchsexemplare rasch nacheinander bewurzeln, erfordert dies bei jungen Knospen einen beträchtlichen Zeitraum (mitunter weitere 4 Wochen) und ein Bruchteil (etwa 8%) der Versuchspflanzen bildet überhaupt keine Wurzeln aus. Auch die durchschnittliche Länge der Wurzeln junger Knospen bleibt hinter der alter Knospen meist nicht unerheblich zurück ($^3/_4$ 1 oder $^1/_2$ 1).

B. Laminalose Pflanzen (16 Versuche mit 24 alten und 51 jungen Blättern).

Vergleicht man die Entwicklung alter und junger Knospen, deren Mutterblätter abgeschnitten wurden, so ergibt sich hier ein ähnliches Verhältnis der ersten Wurzel- und Blattbildung wie bei Kontrollpflanzen, d. h., auch hier treten bei alten Knospen die Wurzeln, bei jungen die Blätter früher auf, doch beträgt die Verzögerung der Wurzelbildung gegenüber der Blattbildung im letzten Falle meist weniger als bei Normalpflanzen. Der Längenunterschied der Wurzeln alter und junger Knospen ist hingegen, verglichen mit dem Längenunterschied der Kontrollpflanzen, in extremen Fällen ein weitaus größerer.

Vergleicht man nun alte laminalose Knospen mit gleichfalls alten Normalblättern, so eilen erstere in der Zeit der ersten Wurzelbildung den letzteren mehr minder voran (diese Erscheinung ist zu dem in der beigegebenen Tabelle ersichtlichen Zeitpunkt mitunter nicht mehr erkennbar) und übertreffen sie entweder nur zu Anfang oder auch während der ganzen Dauer des Versuches an Wurzellänge. Bei jungen Knospen ist das zeitliche Vorauseilen zumeist, aber nicht immer zu beobachten (nämlich in 8 von 12 Versuchsreihen, in zwei gleichzeitig, in zweien verspätet). Damit ist nicht gesagt, daß jede einzelne in den Versuch einbezogene laminalose Knospe Wurzelbildung zeigt; denn bei zirka 6% bleibt die Bewurzelung aus. Dagegen ist hier das Längenwachstum bei Pflanzen

ohne Lamina nicht bedeutend, bei sehr jungen Knospen sogar äußerst gering ($^1/_4$ bis $^1/_2$ der normalen Länge).

Beläßt man den Blättern nur die halbe Lamina bei Quer- oder Längsschnitt (9 Versuche mit 15 alten und 17 jungen Blättern), so weisen die jungen Pflanzen in bezug auf Wurzellänge im ganzen eine Mittelstellung zwischen Normalpflanzen und Pflanzen ohne Lamina auf, während bezüglich der Bewurzelungszeit ein klares Verhältnis nicht besteht.

C. Bei verdunkelter Lamina (13 Versuche mit 23 alten und 31 jungen Blättern) tritt an alten Knospen die erste Wurzelbildung meist zugleich mit der Blattbildung ein (zweimal unter 6 Versuchen verspätet sie sich freilich bedeutend, allerdings wurden hier die verdunkelten Pflanzen nicht so feucht gehalten wie bei den andern Versuchen), bleibt aber bei sehr jungen Knospen wesentlich (2 bis 3 Wochen), bei etwas älteren nur wenig zurück. Dagegen ist die bei Versuchsende (10 Wochen) erreichte Wurzellänge hier bei alten und jungen Knospen gleich oder bei ersteren kleiner.

Der Vergleich der Pflanzen mit verdunkelter Lamina mit Normalpflanzen ergibt bei alten Knospen, daß die Bewurzelung gleichzeitig oder ein wenig verfrüht gegen die Kontrolle geschieht (bei 2 — nämlich den oben erwähnten — unter 6 Versuchen freilich sehr verspätet) und daß die Wurzel zu Ende des Versuches $^1/_3$ bis $^1/_{10}$ der normalen mißt. Sehr junge Knospen bewurzeln sich lange (2 bis 5 Wochen) nach den Normalpflanzen, etwas ältere aber vor oder gleichzeitig mit ihnen und erreichen etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ der normalen Länge, mitunter aber auch viel weniger ($^1/_{14}$). Die Wurzellänge schwankt also bei alten und jungen Knospen um die an Pflanzen ohne Lamina ($^2/_3$ bis $1^1/_3$ derselben). Die Wurzeln bleiben sehr dünn und zart und bei etwa 8% der Pflanzen treten trotz Sproßbildung keine Wurzeln auf.

Blätter mit verdunkelter Knospe (3 Versuche mit 14 Blättern) sind in Bildungszeit und Länge der Adventivwurzeln den Normalblättern ziemlich gleich.

An Blättern unter Dunkelsturz (2 Versuche mit 20 Blättern mit ganzer, halber und ohne Lamina) entwickeln sich die Adventivknospen überhaupt nicht.

D. Wurden an den Mutterblättern die Nerven herausgeschnitten (6 Versuche mit 24 jungen Blättern), so eilt die erste Entwicklung hinsichtlich der Zeit den Normalblättern voraus oder erfolgt gleichzeitig (einmal auch verspätet, 3 2 1). Die Wurzellänge der Kontrolle wird fast immer erreicht, in der Hälfte der Versuche sogar das $^4/_3$- bis 2fache derselben.

Pflanzen, an deren Mutterblättern die Nerven am Grunde durchschnitten (4 Versuche mit 18 Blättern) wurden (gleichfalls junge und etwas ältere Knospen), entwickeln ihre Wurzeln meist etwas, doch nicht viel vor den Normalpflanzen und diese Wurzeln

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

erreichen bei der Hälfte der Versuche etwas mehr als die normale Länge, bei der anderen Hälfte nur $^1/_2$ bis $^3/_4$ derselben.

Ebenso behandelte Blätter (3 Versuche mit 15 jungen Blättern), bei welchen die Schnittfläche durch einen darunter gehefteten Streifen Filtrierpapier feucht gehalten wurde, entwickeln Wurzeln stets vor den Normalblättern, zugleich mit Pflanzen ohne Lamina und ihre Wurzeln erreichen das $1^1/_2$- bis 2fache der normalen Länge. Sie sind also den nicht feucht gehaltenen Pflanzen an Entwicklungszeit und Wurzellänge bedeutend überlegen und haben die meiste Ähnlichkeit mit jenen Pflanzen, an deren Blättern die Nerven herausgeschnitten wurden, die sie aber immerhin noch in jener Hinsicht übertreffen.

Wenn an den Mutterblättern die Nerven am Rande durchschnitten wurden (4 Versuche mit 18 jungen Blättern), sind die jungen Pflanzen in ihrem Verhalten den Normalpflanzen stark angenähert; die Entwicklung ihrer Wurzeln erfolgt meist gleichzeitig (in 3 von 4 Versuchen), ihre Länge ist in der einen Hälfte der Versuche gleich oder wenig unter der normalen und beträgt bei der andern Hälfte $1^1/_4$ bis $1^1/_3$ derselben. Jedenfalls bleiben sie hinter Pflanzen mit am Grunde durchschnittenen Nerven, die feucht gehalten wurden, entschieden zurück.

II. Seitenwurzeln.

Hinsichtlich der Seitenwurzelbildung besteht zwischen alten und jungen Knospen kein Unterschied in der Zeit, sondern nur in der Stärke der Ausbildung.

A. Die Normalpflanzen zeigen bei alten Knospen viele und lange Nebenwurzeln, deren Ausbildung $1^1/_2$ bis 2 Wochen nach der ersten Adventivwurzelbildung so ziemlich bei allen Pflanzen einsetzt. Bei jungen Knospen haben nur manche Pflanzen starke, manche nur mittelmäßige Ausbildung von Seitenwurzeln, doch findet später öfter ein Ausgleich der Längen statt. Die Entwicklung jener Adventivwurzeln, die sich neben den vorstehend behandelten zwei ersten Adventivwurzeln weiterhin noch bilden, geht in bezug auf Zahl und Länge parallel mit der Entwicklung der Seitenwurzeln in gleicher Hinsicht.

B. Im scharfen Gegensatz dazu stehen die Pflanzen ohne Lamina, bei denen in den meisten Fällen, auch bei langen Adventivwurzeln, während vieler Wochen gar keine, schließlich nur wenige Millimeter lange Nebenwurzeln im untersten Teile der Adventivwurzel gebildet werden, wenn die jungen Blättchen schon vorhanden sind. Neuanlage weiterer Adventivwurzeln, z. B. der dritten, erfolgt fast niemals.

C. Bei Pflanzen mit verdunkelter Lamina werden mitunter anfangs neben den zwei Hauptadventivwurzeln einige weitere

Adventivwurzeln angelegt, die aber alsbald ihr Wachstum einstellen. Die Seitenwurzelbildung ist gering (zweimal mittelstark unter 11 Versuchen) und verspätet. Pflanzen mit verdunkelter Knospe gleichen mehr minder den Kontrollpflanzen.

D. Pflanzen mit herausgeschnittenen Nerven der Mutterblätter sind hinsichtlich der Seitenwurzelbildung gleich den Normalpflanzen oder entwickeln sich etwas stärker, solche mit am Grunde durchschnittenen Nerven stehen den Kontrollpflanzen nach, wenn auch die Seitenwurzelbildung nicht gering ist. Ebenso behandelte Pflanzen, feucht gehalten, sind immer den Normalpflanzen bedeutend überlegen, Pflanzen mit am Rande durchschnittenen Nerven der Mutterblätter dagegen diesen mehr minder gleich.

III. Sproß.

A. Sproßbildung an jungen und alten Knospen von Normalblättern.

Die erste Blattbildung bleibt bei alten Knospen hinter der Wurzelbildung 3 bis 7 Tage zurück, eilt aber bei jungen Knospen stark (bis 14 Tage) voraus. Bei alten Knospen erfolgt die erste Entfaltung von Blättchen zirka 5 bis 7 Tage nach Versuchsbeginn, während dies bei den jüngsten Knospen 3 Wochen dauert, welche Zeit sich aber bei etwas älteren Knospen rasch vermindert. Die Zahl der gebildeten Blätter ist bei alten Knospen bei gleicher Entwicklungsdauer (7 Wochen) eine merklich größere als bei den jüngsten, doch steigt die Blattzahl bei etwas älteren Knospen rasch an. Dagegen bleibt die Gesamtblattfläche aller Blätter, die sich aus einer Knospe entwickeln, also die »Gesamtblattfläche eines Sprosses« in der gleichen Entwicklungszeit (seit der Entfaltung gerechnet) bei jungen Knospen sehr erheblich hinter der der alten zurück und steigt mit dem Alter der Knospen nur allmählich an.

Entwicklungszeit und Größe der gebildeten Blätter ist daher abhängig vom Alter der verwendeten Mutterblätter und Knospen.

B. Laminalose Pflanzen. Auch bei laminalosen Pflanzen eilt bei jungen Knospen die erste Blattentfaltung der ersten Wurzelbildung bedeutend (2 bis 10 Tage) voraus, während alte Knospen sich umgekehrt verhalten, da hier die Wurzelbildung der Blattbildung um 3 bis 4 Tage vorangeht. Ebenso ist hier wie bei Normalpflanzen eine Verspätung in der Entwicklung der jüngsten Knospen gegenüber den alten zu verzeichnen, doch ist diese Verspätung geringer als bei Kontrollpflanzen infolge des besonders starken Vorauseilens der Blattentwicklung junger, laminaloser Knospen gegenüber jungen Knospen an unbeschädigten Blättern. Die Blattzahl junger Pflanzen ist wohl geringer, differiert aber an Sprossen alter und junger Knospen nicht sehr stark, wohl aber die Gesamtblattfläche eines Sprosses, die bei jungen laminalosen

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Knospen nur $^1/_8$ bis $^1/_4$ der an alten erreichten beträgt. Vergleicht man Normalpflanzen mit Pflanzen ohne Lamina, so ergibt sich bei alten Knospen, daß die erste Blattentfaltung an beiden ziemlich gleichzeitig erfolgt, daß aber die Pflanzen ohne Lamina anfangs an Blattzahl, Blattstiellänge und Blattfläche den normalen überlegen sind; nach längerer Versuchszeit bleiben sie aber in all diesen Punkten oder wenigstens in Stiellänge und Blattfläche mehr minder deutlich zurück. Bei jungen Knospen eilen die Pflanzen ohne Lamina auch in der ersten Entfaltungszeit der Blättchen sehr stark voraus (3 bis 7, ausnahmsweise auch 10 Tage), und zwar nicht nur den Normalpflanzen, sondern auch allen anderen, außer den am Grund der Blattnerven geschädigten, mit welchen die erste Entwicklung oft gleichzeitig erfolgt. Die weitere Erscheinung, nämlich das anfängliche Vorauseilen und spätere Zurückbleiben an Gesamtblattfläche eines Sprosses ist bei jungen Knospen noch viel deutlicher. Beträgt hier doch die Endblattfläche eines Sprosses an Normalpflanzen nach zirka 10 Wochen Versuchszeit oft das 5- bis 10fache der Blattfläche laminaloser Pflanzen, dagegen bei alten Knospen nur das 2- bis 5fache. Das erklärt sich daraus, daß die Sproßblättchen an jungen laminalosen Pflanzen nach der ersten raschen Entwicklung sehr langsam an Größe zunehmen. Etwas ältere Knospen haben eine deutliche Mittelstellung. Die Blattzahl differiert weniger stark. Die Blattstiellänge ist proportional der Blattfläche.

Knospen mit halber Lamina, diese der Länge nach durchschnitten, entfalten ihre Blätter meist gleichzeitig mit den Normalpflanzen und nehmen in Blattzahl, Stiellänge und Blattfläche häufig eine Mittelstellung zwischen diesen und Pflanzen ohne Lamina ein.

Pflanzen mit halber Lamina, quer durchschnitten, weisen ähnliche Erscheinungen auf, doch ist meist die erste Entfaltung etwas voraus. Ziemlich deutlich zeigt sich bei alten Knospen die Erscheinung einer anfänglich stärkeren, später an Intensität nachlassenden Entwicklung.

C. Ähnlich wie bei Normalblättern entwickeln sich auch bei verdunkelter Lamina die jüngsten Knospen viel später als die alten, doch ist hier die Differenz der Blattzahl zwischen alten und jüngsten Knospen geringer als sonst, auch ist zum größeren Teil die Gesamtblattfläche eines Sprosses bei alten Knospen kleiner als bei jungen. Der Vergleich von Pflanzen mit verdunkelter Lamina mit Normalpflanzen ergibt: die erste Entfaltung ihrer Blätter erfolgt meist mit den Normalpflanzen (sechsmal) oder nach ihnen (viermal) mitunter auch vor ihnen (dreimal). Bei alten Knospen bleiben die Endflächen der Sproßblättchen stark oder nur wenig hinter der der Kontrollpflanzen zurück ($^1/_2$ bis $^2/_3$ derselben), während junge Knospen in der Mehrzahl der Fälle die Fläche der Normalpflanzen erreichen oder bedeutend übertreffen ($1^1/_3$- bis 3fache Fläche); in der Minderheit bleiben zwei Versuchsreihen, bei welchen die Gesamtblattfläche

nur die Hälfte der von den Normalpflanzen erreichten beträgt. Da bei all diesen Versuchen die Blattzahl der Kontrolle niemals überschritten, ja selten erreicht wird (bei alten Knospen etwa $^1/_2$, bei jungen oft $^1/_2$ bis $^7/_8$ derselben), so ergibt sich daraus zwar im allgemeinen kein wesentlicher, in zwei Fällen bei jungen Pflanzen aber ein bedeutender Vorsprung der durchschnittlichen Einzelblattfläche. Viel durchgreifender ist, daß Pflanzen mit verdunkeltem Mutterblatt in 5 Versuchsreihen eine bedeutend übernormale ($1^1/_3$- bis 2fache) durchschnittliche Blattstiellänge aufweisen.

D. Wurden an den jungen Mutterblättern die Nerven herausgeschnitten, so erfolgt die erste Blattentfaltung des Sprosses fast stets vor den Normalpflanzen (einmal etwas verspätet), gleichzeitig mit Pflanzen ohne Lamina, hinter welchen die besprochenen Pflanzen anfangs an Blattzahl und Fläche etwas zurückbleiben, dabei aber die Kontrolle übertreffen. Ihre Weiterentwicklung geht indes kräftig vor sich und so haben sie stets eine große Endblattzahl (bis zum $1^1/_2$fachen der normalen bei Abbruch des Versuches) und -fläche (mit einer Ausnahme das $1^1/_2$- bis 2fache der normalen). Das den Pflanzen ohne Lamina eigentümliche Nachlassen der Entwicklungsintensität nach anfänglich starkem Wachstum ist hier nirgends zu bemerken.

Knospen, an deren Stützblättern die Nerven am Grund durchschnitten wurden, entfalten ihre ersten Blätter mit oder ein wenig vor den Normalpflanzen (2 2), sind an Blattzahl meist unwesentlich vor der Kontrolle, an Fläche von dieser nicht stark verschieden ($^4/_5$ bis $1^1/_7$ der normalen Fläche).

Ebenso behandelte Blätter, aber durch Filtrierpapier feucht gehalten, sind in der ersten Blattentfaltung den Normalblättern deutlich voraus, gleich Pflanzen ohne Lamina; die Blattzahl ist das $1^1/_2$- bis 2fache, die Fläche das $1^1/_2$- bis 3fache der normalen. Infolge der frühen Entwicklung sind die besprochenen Pflanzen gleich anfangs den Kontrollpflanzen voraus, ähnlich wie Pflanzen ohne Lamina, ja sogar diese werden mitunter schon anfangs — später immer — überholt. Sie gleichen also wie in der Wurzelbildung so auch hier am meisten den Pflanzen mit herausgeschnittenen Nerven, welche sie allerdings doch noch an Entwicklungsintensität übertreffen, was freilich in noch höherem Maße gegenüber den nicht feucht gehaltenen Pflanzen gilt.

Sind die Nerven der Stützblätter nahe dem Blattrand durchschnitten, so geschieht die erste Entfaltung von Blättchen teilweise vor, doch auch mit oder nach den Kontrollpflanzen (2 1 1), steht an Zahl und Größe der zuerst entwickelten Blätter aber den Pflanzen mit am Grund durchschnittenen Nerven deutlich nach. Die Endblattzahl ist entschieden größer als die normale ($^5/_6$ bis $1^2/_3$ derselben), die Fläche nur in 2 Versuchen erheblich größer ($1^1/_5$ bis $1^1/_2$fach), in ebensovielen wesentlich kleiner ($^2/_3$- bis $^3/_4$fach), also wohl durchschnittlich der normalen gleich zu halten,

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und daher bedeutend unter den Pflanzen mit am Grund durchschnittenen Nerven. Es konnte also vorläufig nicht genau festgestellt werden, ob diese Pflanzen den Normalpflanzen immer voraus sind. Pflanzen mit verdunkelter Knospe sind in der Entwicklungszeit (in 2 von 3 Versuchen) etwas vor der normalen, erreichen an Blattzahl die Kontrolle so ziemlich und zeigen sonst die gewöhnlichen Etiolementerscheinungen.

Besprechung der Versuchsergebnisse.

I. Adventivwurzeln.

Die Durchsicht der Versuche zeigt als Bedingung für jede Entwicklung von Wurzeln und Blättern, daß die Adventivknospe der Lichteinwirkung ausgesetzt sei.[1]

Bei alten Knospen treten früher Wurzeln auf als bei jungen, auch bewurzeln sich bei ersteren in kurzer Zeit mehr Exemplare als bei letzteren, wo einzelne Pflanzen ganz versagen, welche Erscheinung bei alten Knospen sehr selten auftritt. Daraus kann man schließen, daß bei jungen Knospen noch nicht jene Bedingungen ganz erfüllt sind, welche zur Wurzelbildung benötigt werden, sondern daß sie erst geschaffen werden müssen, während bei alten Pflanzen diese Bedingungen schon vorhanden sind.

Zur Organbildung an einem Mutterblatt mit Adventivknospe stehen — abgesehen von äußeren Faktoren — an Stoffen zur Verfügung: Reservestoffe der Knospe, die bei Beginn des Versuches schon fertig gebildeten, wie die im Versuchsverlauf stets neu entstehenden Assimilate des Mutterblattes und des Stengels, später Assimilate der schon gebildeten Sproßblättchen, sowie die aus dem Wasser aufgenommenen Nährstoffe. Die vorliegenden Versuche hatten die Aufgabe zu prüfen, welche von diesen Faktoren zur Entwicklung der einzelnen Adventivorgane von *Tolmiea* erforderlich sind.

An Pflanzen ohne Lamina treten bei alten Knospen die Wurzeln früher auf und zeigen anfänglich stärkeres Längenwachstum als an normalen Pflanzen unter gleichen Bedingungen, wobei die Wurzeln entweder während des ganzen Versuches länger bleiben oder nach mehreren Wochen an Länge übertroffen werden. Auch an jüngeren Knospen ohne Lamina zeigen sich die Wurzeln meist früher als bei der Kontrolle, bleiben aber bald im Längenwachstum zurück. Während also bei alten Knospen die Wurzeln der Normalpflanzen die der Pflanzen ohne Lamina an Länge gar nicht oder

---

[1] Doposcheg-Uhlár (2) erhielt an Blattstecklingen von *Achimenes hirsuta* im Dunkeln keinerlei Regenerate. Nach Pfeffer (11) treiben die Brutknospen von *Marchantia polymorpha,* im Finstern geeigneten Vegetationsbedingungen ausgesetzt, keine oder nur spärliche »Wurzelhaare« und keine Seitensprosse.

erst spät überholen, geschieht dies bei jungen Pflanzen sehr bald, manchmal gleich. Daraus folgt:

1. Durch das Entfernen der Lamina wird ein früheres Auftreten der Wurzeln bewirkt. Als einzige erkennbare Ursache muß man eine Korrelationsstörung zwischen Knospe und Lamina annehmen, die ja, wie anderweitige Versuche beweisen,[1] zur Bildung von Adventivorganen führen kann.

2. Bei alten Blättern scheint die Lamina einen vorübergehend hemmenden Einfluß auf die Wurzelbildung auszuüben, was daraus hervorgeht, daß die Länge der Wurzeln an laminalosen Pflanzen der der Normalpflanzen durch eine längere Zeit überlegen ist.

3. Alte laminalose Knospen vermögen mit den ihnen zur Verfügung stehenden gespeicherten Stoffen lange Wurzeln zu bilden, indes an jungen Knospen in gleicher Zeit nur kürzere Wurzeln entstehen, wiewohl frühere Blattbildung des Sprosses fördernd auf die Wurzelbildung wirken könnte. Daraus kann geschlossen werden, daß bei alten Knospen die Reservestoffe derselben zur Adventivwurzelbildung bis zu einer gewissen Länge ausreichen.

4. In jungen Knospen sind nicht genügend Reservestoffe zur Bildung längerer Wurzeln vorhanden, sondern es müssen Stoffe des Mutterblattes herangezogen werden.

Diese Knospen werden natürlich weniger Reservestoffe aufgespeichert haben als alte, welche Stoffe überdies, wie wir später sehen werden, zum größten Teil zuerst der Blattbildung und vielleicht zum geringsten Teil wohl der Wurzelbildung dienen. Dies geht aus dem Umstand hervor, daß bei jungen Pflanzen die Blattbildung bedeutend (bis 14 Tage) der Wurzelbildung vorausgeht, während bei alten Knospen die letztere zeitlich vorauseilt; diese Verhältnisse sollen weiterhin ausführlicher besprochen werden.

Vielleicht ist bei den jüngsten Knospen, bei denen die Wurzelbildung sich so oft bedeutend verspätet, eine weitere Assimilationstätigkeit des Mutterblattes oder der neugebildeten Blättchen nötig. Für diese Annahme sprechen besonders die Erfahrungen mit jungen Blättern im blauen Licht unter Glocken mit Kupferoxydammoniaklösung, bei welchem die Wurzelbildung entweder von Anfang an oder im Lauf der Entwicklung stark zurückbleibt, besonders an Pflanzen ohne Lamina; hier ist eben bei minimaler Assimilation nur ein geringer Nachschub an Stoffen möglich.

Der Befund, daß bei jungen Knospen die Assimilate bei der Wurzelbildung eine Rolle spielen, findet außerdem Bestätigung durch die Versuchsergebnisse an Pflanzen mit verdunkelter Lamina. Da sich hier zwei oder drei Adventivwurzeln anfangs normal bilden, dann aber im Wachstum gehemmt erscheinen, und mehr weniger den Wurzeln der laminalosen, jungen Pflanzen an Länge gleichen,

---

[1] K. Goebel, l. p. 144, 155.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

so kann die Annahme der Verwendung von Knospenreservestoffen für den Anfang der Wurzelbildung auch hier gelten, während der für das weitere Längenwachstum nötige Nachschub an Stoffen fehlt; für diesen kommen nur die Assimilate des Mutterblattes in Betracht, solange keine oder wenige Sproßblättchen gebildet sind; denn nur diese Assimilate fehlen dem verdunkelten Blatt. Nach Molisch (10) bedürfen ja Stecklinge, denen nicht genügend Reservestoffe zur Verfügung stehen, der Assimilate zur Bildung von Wurzeln. Goebel[1] erhielt an Internodien von *Sambucus nigra* und Doposcheg-Uhlár[2] an Blütenstandstecklingen von *Naegelia hybrida* und Internodien von *Begonia discolor* ohne Blätter keine Regeneration von Wurzeln. Loeb[3] erzielte Beschleunigung der Wurzelbildung an Stammstücken von *Bryophyllum calycinum* durch apikale Blätter proportional ihrer Masse, doch trat diese Wirkung nicht ein, wenn die Blätter verdunkelt wurden.

Aus den Versuchen mit Nervenschädigung ist ersichtlich, daß dort, wo die Verletzung nahe an der Knospe geschieht, die Wurzeln früher auftreten und sich viel stärker ausbilden als bei den Kontrollpflanzen. Ersteres stimmt mit den Resultaten bei Pflanzen ohne Lamina überein und erklärt sich wie dort aus einer Korrelationsstörung zwischen Knospe und Lamina. Diese Störung fehlt oder ist schwächer, wenn die Nervenschädigung nahe dem Blattrande vorgenommen wird und tatsächlich verhalten sich die Pflanzen in diesem Falle mehr oder weniger normal. Die stärkere Ausbildung der Wurzeln bei Verletzung der Nerven in der Nähe der Knospe wird auf Grund folgender Überlegung verständlich:

In dem zum größten Teil erhaltenen jungen Blatt ist die Assimilation nicht sehr vermindert; die Assimilate werden gebildet und wohl auch ohne Hauptnerven, also auf Nebenwegen der Knospe zugeführt.

Es könnte zunächst auffallen, daß die negativen Ergebnisse, welche Küster (7 *a*) an dikotylen Blättern bei Durchschneiden des Mittelnerves erzielte, wobei die Blätter zugrunde gingen oder im oberen Teil sich abnormal entwickelten, nicht auch hier eintreten.

Doch handelt es sich bei Küster um Blätter in Verbindung mit der ganzen Pflanze und in freier Luft, also bei normaler Transpiration, bei vorliegendem Versuch aber um abgeschnittene Blätter, die mit dem Blattstiel im Wasser und mit der Lamina im dunstgesättigten Raum sich befinden, also verminderte Ansprüche an die Wasserversorgung stellen. Durch neuere Untersuchungen ist übrigens eine Vermittlung des Saftstromes durch Anastomosen bei Blättern dikotyler Pflanzen (z. B. bei *Impatiens*) nachgewiesen (Küster [7 *b*]).

---

[1] Goebel, z.t. nach Doposcheg-Uhlár, l. p. 48.

[2] Doposcheg-Uhlár, l. c., p. 71.

[3] J. Loeb, l. c., 1919, p. 362, 714.

Während die vorstehende Überlegung überhaupt nur die Möglichkeit einer Zuleitung von Assimilaten erklären soll, läßt sich zur Begründung einer erhöhten Zufuhr folgendes sagen: Da die Verwundung eine sehr beträchtliche Steigerung der Atmungsgröße zur Folge hat (Böhm nach Wiesner-Linsbauer [15]), wird »durch die gesteigerte Atmung die Diffusionsbewegung begünstigt«, also die Steilheit des Diffusionsgefälles erhöht und damit wieder das Zuströmen organischer Substanz beschleunigt.

II. Seitenwurzeln und weitere Adventivwurzeln.

Pflanzen mit Lamina bilden Seitenwurzeln und weitere Adventivwurzeln und zwar an Zahl und Länge abhängig vom Alter der Blätter, Pflanzen ohne und mit verdunkelter Lamina hingegen entweder gar nicht oder erst nach langer Versuchsdauer und in minimaler Länge. Mithin ist diese Wurzelbildung abhängig von der Assimilation und zwar in erster Linie von der Assimilation des Mutterblattes. Denn zur Zeit, wo die laminalosen Pflanzen den Normalpflanzen an Blattfläche der jungen Sprosse gleich oder von ihnen nur wenig verschieden sind, haben die ersteren noch gar keine Nebenwurzeln, indes solche bei den letzteren sich schon kräftig entwickelten. Für die späte und geringe Seitenwurzelbildung der Pflanzen mit verdunkelter Lamina und die noch geringere bei Pflanzen ohne Lamina kommen nur die Assimilate der Blättchen des jungen Sprosses in Betracht. Da junge, normale Blätter später und weniger Seitenwurzeln bilden als alte, kann man annehmen, daß ihnen weniger Assimilate, die für die Seitenwurzelbildung sich eignen, zur Verfügung stehen, eine Annahme, die eine Stütze darin findet, daß bei laminalosen Pflanzen die Seitenwurzelbildung erst eintritt, wenn die Laubblättchen eine verhältnismäßig bedeutende Größe erreicht haben und daß diese Seitenwurzeln überhaupt nur eine geringe Entwicklung aufweisen.

Bei Blättern mit geschädigten Nerven ist die Seitenwurzelbildung stärker als bei normalen Blättern, wenn die Schädigung in der Nähe der Knospe geschieht und dabei genügend leitungsfähige Zellen dort erhalten wurden. Diesbezüglich sei darauf verwiesen, was hinsichtlich der Wurzelbildung im allgemeinen bei so behandelten Blättern gesagt wurde. Dann ist es verständlich, daß bei Durchschneidung der Nerven nahe dem Blattrand die Seitenwurzelbildung davon wenig berührt wird.

III. Sproß.

Die Blattbildung an den Normalpflanzen kann abhängig sein vom Zustand der Knospen und Stützblätter, und zwar hinsichtlich der zur ersten Blattentfaltung nötigen Zeit, wie auch hinsichtlich der Zahl und besonders der Gesamtblattfläche der Sproßblätter. Es

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ist mithin die Abhängigkeit der Blattbildung sowohl von den Reservestoffen der Knospe, wie von Stoffen, welche die Mutterblätter liefern, zu prüfen. Nun können die Reservestoffe alter und junger Knospen qualitativ oder quantitativ verschieden sein. Die Verschiedenheit der Knospen läßt sich dadurch begründen, daß die alten Knospen viel länger mit dem Assimilate liefernden Mutterblatt in Verbindung standen, wobei auch eine qualitative Veränderung der Stoffe im Bereiche der Möglichkeit liegt.[1] Schon äußerlich sind ja alte und junge Knospen durch ihre Größe verschieden. Wenn nun die Knospe durch die mit dem Abschneiden verbundene Korrelationsstörung vorzeitig zur Ausbildung der Tochterpflanze gezwungen wird, so ist begreiflich, daß bei jungen Blättern die Knospenreserven, weil quantitativ geringer, früher erschöpft sind als bei älteren Blättern und daher nur zur Bildung kleinerer Blättchen reichen als bei letzteren. Der Umstand, daß die Entfaltung der Sproßblättchen bei allen Pflanzen, also auch bei solchen ohne Lamina und mit verdunkelter Lamina eintritt, bildet einen weiteren Beweis dafür, daß die erste Blattbildung der jungen Sprosse aus den Knospenreservestoffen geschieht.

Die laminalosen Pflanzen zeigen anfänglich überall (bei jungen und alten) eine stärkere Wachstumskraft als die normalen, wobei aber der Vorsprung an Wachstumsintensität vor Kontrollpflanzen bei alten laminalosen Pflanzen geringer ist als bei jungen. Bei letzteren läßt aber diese Intensität alsbald nach, so daß sie bald von den Normalpflanzen überholt werden. Ebenso, wie es bei den Wurzeln der Fall ist, kommen für die Entwicklung der Sprosse die Reservestoffe der Knospen, die anorganischen Nährsalze im Wasser, die geringen Reservestoffe des Stengels, sowie Stoffe der Stützlamina in Betracht. Da letztere Substanzen den laminalosen Pflanzen fehlen und die Stengelreserven sehr bald aufgebraucht sind, wie mikroskopisch festgestellt werden konnte, so kann das anfängliche Wachstum der Sproßblättchen — abgesehen von den Stoffen des Stengels — nur auf Kosten der beiden erstgenannten Stoffe geschehen. Dies stimmt mit den Befunden Dostals[2] überein, bei welchem gleichfalls isolierte, stützblattlose Achselknospen von *Circaea* stets Laubsprosse bilden. Dies schreibt der genannte Forscher »dem Mangel an organischen Nährstoffen, speziell dem an Assimilaten bei gleichzeitigem Überschuß an Wasser und den in ihm gelösten organischen Nährsalzen« zu. Dabei übernimmt er die Behauptung Wiesner's, daß die stützblattlose Knospe mehr Wasser bekommt als die mit dem Blatt verbundene. Ohne dies letztere bei *Tolmiea* nachgeprüft zu haben, so ist doch anzunehmen,

---

[1] R. Dostal, l. c., p. 31, und Goebel, l. c., p. 103, finden, daß Knospen verschiedene Regenerate liefern, je nachdem sie eine Ruheperiode bereits durchgemacht haben oder nicht.

[2] R. Dostal, l. c., p. 30.

daß auch hier mangels einer assimilierenden Blattfläche in dem der laminalosen Knospe dargebotenen Nährmaterial, bestehend aus Knospenreserven und anorganischen Stoffen, diese letzteren eine bedeutende Rolle spielen. Es scheint also der Blattbildung förderlich zu sein, wenn in der zur Verfügung stehenden Nährstoffekonzentration $\frac{\text{organische Stoffe}}{\text{mineralische Salze}}$ die mineralischen Salze eine verhältnismäßige Vermehrung erfahren haben. Die Assimilate des Mutterblattes sind zur Entwicklung der ersten Blätter nicht unbedingt notwendig.

Auch aus den Versuchsresultaten verschiedener Forscher folgt die Erkenntnis, daß im Nährstoffverhältnis Kohlehydrate: mineralischen Salzen erstere stark zurücktreten müssen, wenn Blattbildung erfolgen soll: so tritt bei J. Loeb[1] an Stammstücken von *Bryophyllum calycinum* Hemmung der Sproßbildung durch apikale Blätter proportional ihrer Masse ein; Doposcheg-Uhlár[2] erhält an Sproß- und Blattstecklingen von *Naegelia hybrida*, sowie an Blattstecklingen von *Achimes Haageana* in Nährlösung im Gegensatz zur Kultur in Erde stets Laubsprosse statt Knöllchen, deren Bildung Assimilate erfordert. Nach Bernard Noél (1) entscheidet eine gewisse »kritische Konzentration« über die Bildung von Laubsprossen.

Nach Klebs (6) bestimmt das Konzentrationsverhältnis der Kohlehydrate zu den vom Boden aufgenommenen, gelösten Salzen darüber, ob vegetatives Wachstum oder Blütenbildung eintritt.

Besondere Beachtung verdient noch die Erscheinung, daß an laminalosen Pflanzen die Blättchen sich früher und kräftiger entwickeln als an Normalpflanzen, dann aber nach längerer oder kürzerer Zeit zurückbleiben. Auch dieser Entwicklungsvorsprung ist vielleicht durch die Vorstellung erklärlich, daß an laminalosen Pflanzen eben jeder weitere, eventuell der Blattbildung nicht förderliche Zufluß von Assimilaten verhindert ist.

Doch kann diese Entwicklungsförderung auch durch anderweitige Korrelationsstörung bedingt sein, die bei jungen Pflanzen tiefergehende Wirkungen auszulösen scheint als bei alten. Wir müssen dabei auf die Pflanzen mit halber Lamina Rücksicht nehmen; diese entwickeln sich entweder gleichzeitig mit Normalpflanzen oder etwas vor ihnen. Pflanzen, deren halbe Lamina durch einen Querschnitt entfernt wurde, zeigen deutlich die Erscheinung eines anfänglich stärkeren, später schwächeren Wachstums. Sie weisen also jedenfalls keine geringere Entwicklungsintensität auf als die Kontrolle,[3] sondern eine schwache Steigerung dieser gegenüber. Dann bedeutet aber das Abschneiden der Lamina

---

[1] J. Loeb, c., 1919, p. 362.

[2] J. Doposcheg-Uhlár, l. c., 1911, p. 65 bis 67, 69, 70.

[3] R. Dostal, l. c., p. 20, beschreibt einen analogen Fall bei *Circaea*.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

doch eine Störung des Nährstoffgleichgewichtes zwischen Knospe und Blattfläche und es entspricht das dabei eintretende Vorauseilen und spätere Zurückbleiben der laminalosen Pflanzen der öfter beobachteten Erscheinung (Portheim [12], Jacobi [5]), daß Pflanzen, deren Nährstoffgleichgewicht gestört wird, in der Entwicklung vorauseilen und später überholt werden.

Die Auffassung, daß Assimilate des Mutterblattes für die erste Entwicklung der Sproßblättchen nicht unbedingt nötig sind, oder sogar hemmend wirken können, erhält eine weitere Stütze durch das Verhalten der Blätter mit verdunkelter Lamina, bei welchen die Sproßblättchen in der Mehrzahl der Versuche mit jungen Knospen die normale Gesamtblattflächengröße trotz verhinderter Assilimation des Mutterblattes erreichen und auch alte Knospen sich immerhin bemerkenswert, wenn auch schwächer als die Kontrolle entwickeln. Auch bei verdunkelter Lamina führt natürlich die Verhinderung der Assimilation zu einem geänderten Konzentrationsverhältnis der Kohlehydrate zu anderen Stoffen. Damit steht auch die Erfahrung Dostal's[1] im Einklange, welcher bei Verdunklung der Stützblätter von *Circaea* gleichfalls Laubsprosse aus allen Achselknospen und an diesen größere Blattfläche als bei normalen Axillartrieben erhielt.

Welche Faktoren veranlassen nun aber, daß die Sproßblätter an Normalpflanzen und an den meisten Pflanzen mit verdunkelter Lamina weiterhin viel schneller wachsen und die laminalosen Pflanzen nach deren erstem Vorauseilen überholen? Diese Frage konnte vorläufig nicht entschieden werden, weil sie sich jetzt besonders kompliziert durch das Auftreten von Wurzeln — welche bei Normalpflanzen sich reich entwickeln, während sie bei laminalosen Pflanzen und Pflanzen mit verdunkelter Lamina zurückbleiben, und zwar annähernd im selben Maße — und durch die weitere Entwicklung der Sproßblättchen, deren selbstgebildete Assimilate der weiteren eigenen Ausbildung dienen.

Daß vorzeitige und zugleich kräftige Entwicklung der Sproßblättchen durch Korrelationsstörung, in unserem Falle durch Störung des Nährstoffgleichgewichtes hervorgerufen werden kann, beweisen weiter die Versuche mit Nervenschädigung der Mutterblätter. Während diese Pflanzen das Vorauseilen der Entwicklung mit den laminalosen Pflanzen gemeinsam haben, unterbleibt hier das Zurückbleiben gegenüber den Normalpflanzen. Dies läßt sich begreifen, wenn man bedenkt, daß hier die Zufuhr an Wasser und damit an anorganischen Stoffen eine besonders reichliche sein muß, erstens weil sich ein starkes Wurzelsystem, stärker als bei den Kontrollpflanzen, entwickelt, zweitens weil das durch Stengel und Wurzeln zugeführte Wasser wahrscheinlich in größerem Ausmaß als bei den Normalpflanzen in die Knospe geleitet wird, da die normalen Gefäße des Mutterblattes durchschnitten sind und die osmotische

[1] R. Dostal, l. c., p. 17.

Leitung von Zelle zu Zelle und durch die Anastomosen immerhin langsamer vor sich gehen dürfte.

Da die Blattzahl an Sprossen alter und sehr junger Normalblätter bedeutend zugunsten der ersteren differiert, so darf man annehmen, daß die Zahl der Blattanlagen durch den ursprünglich kräftigeren Ausbildungszustand der Knospen bestimmt werden kann. Die Abhängigkeit vom Knospenzustand, was die Reservestoffe betrifft, dürfen wir um so eher annehmen, als die laminalosen Pflanzen an Blattzahl anfangs keineswegs hinter den Normalpflanzen zurückbleiben, sondern sie sogar übertreffen, welch letztere Erscheinung durch die früher besprochene Korrelationsstörung zwischen Lamina und Knospe verursacht sein dürfte. Dies alles spricht dafür, daß nicht nur aus den Reservestoffen vorhandene Anlagen gestreckt werden, sondern daß auch durch die kräftigere Entwicklung eines Organes und durch den rascheren Verbrauch der zur Verfügung stehenden Stoffe die Zahl der sich neu bildenden Organe eine Vermehrung erfahren kann.

Vergleichen wir die Blattzahl von Pflanzen mit verdunkelter Lamina mit der anderer, so weicht sie bei alten Knospen anfänglich nicht stark von der Normalzahl ab, bleibt aber dann erheblich zurück und verhält sich auch bei jungen Blättern ähnlich (mit nicht unbedeutenden Schwankungen). Die Erfahrungen einiger Versuche sprechen also dafür, daß auch die Assimilate des Mutterblattes bei der späteren Anlage der Sproßblättchen eine Rolle spielen können, um so mehr, als die Laminagröße der Sproßblättchen bei diesen Versuchen nicht hinter der normalen zurückbleibt.

Reihenfolge der Blatt- und Wurzelbildung.

Betrachtet man nun noch die Reihenfolge der Blatt- und Wurzelbildung, so ergibt sich aus dem früher Gesagten, daß alte Knospen ihre Reservestoffe zuerst zur Wurzelbildung, junge dagegen zuerst zur Blattbildung verwenden. Den Anstoß zur Organbildung gibt bei den Versuchspflanzen die mit dem Abschneiden verbundene Korrelationsstörung, wodurch Stoffe mobilisiert werden. Es kommt nun im jungen Blatt zu Stoffkonstellationen, welche der Entwicklung der Sproßanlagen förderlich sind, und im alten zu solchen, welche der Entwicklung der Wurzelanlagen dienen.

Vergleich der Wurzel- und Blattbildung an der intakten Pflanze und am abgetrennten Blatt.

An der intakten Pflanze bilden die blattbürtigen Knospen zunächst immer nur Blätter und nur dann Wurzeln, wenn die Blattunterseite den Boden berührt, während durch die Trennung des Blattes vom Stock die baldige Wurzelbildung ausgelöst wird. Die

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Blattbildung bedarf nicht der Lostrennung des Blattes vom Stock, ist also das Primäre. Nun könnte man einwenden, daß bei abgeschnittenen Blättern die Blattbildung durch die Wurzelbildung retardiert werde, wie es bei alten Knospen den Anschein hat. Das ist aber nicht der Fall, weil dies sonst bei jungen Blättern auch eintreten müßte. Auch wird am abgetrennten Blatt die Wurzelbildung durch die Sproßbildung nicht verhindert. Man muß also annehmen, daß die Potenz zur Wurzelbildung auch in der intakten Pflanze, selbst wenn sich Sprosse entwickelt haben, vorhanden ist, daß sie aber erst ausgelöst wird durch Berührung mit dem Substrat. Es ist zu berücksichtigen, daß natürlich Blätter, welche dem Boden anliegen, in andern Feuchtigkeitsverhältnissen sind als aufgerichtete.

Was die Hemmung der Wurzelbildung am Stock betrifft, so können verschiedene Erklärungsmöglichkeiten aus der Literatur herangezogen werden:

1. Korrelation.[1]
2. Zufuhr von Stoffen, die nur die Sproßbildung befördern.[2]
3. Ableitung von Stoffen, die die Wurzelbildung ermöglichen.[3]
4. Hemmungsstoffe.[4]

Da die Tendenz zur Blattbildung an der intakten Pflanze schon da ist und in jungen Knospen abgeschnittener Blätter auch zum Ausdruck kommt, müssen in alten Knospen abgeschnittener Blätter andere Faktoren vorhanden sein, welche die den intakten Pflanzen gegenüber verfrühte Wurzelbildung hervorrufen. Da keinerlei äußere Ursache, die Verschiedenes bewirken würde, zu finden ist, muß dies im Zusammenhang mit der Konstellation der Stoffe stehen, die ja in alten und jungen Knospen verschieden sein kann. In der intakten Pflanze muß eine anderweitige Verwertung der Stoffe stattfinden als im abgeschnittenen Blatt, da am Stock sich immer nur an alten Blättern die Knospen entfalten und nur Sprosse sich bilden, Wurzeln dagegen nicht zur Ausbildung gelangen, während gleichalte laminalose Knospen ebenso wie solche mit normalem Mutterblatt nach dem Abschneiden zuerst Wurzeln bilden, hingegen junge abgeschnittene Blätter aber zu einer Zeit Sprosse entwickeln, da es am Stock noch nicht geschieht.

Einleitend wurde erwähnt, daß es sich bei der Wurzel- und Blatt-»Bildung« aus den Adventivknospen nicht um Neubildung, sondern anfangs bloß um Anregung latenter Anlagen zum Wachstum handelt. Da die Anlagen vorhanden sind, müssen die durch die Verletzung und die dadurch bedingte Störung der Korrelation

---

[1] K. Goebel, l. ., p. 175.
[2] J. Loeb, l. c. 1919, p. 714 und 1920, p. 657.
[3] J. Loeb, l. c. 1923, p. 852.
[4] J. Loeb, l. 1919, p. 362.

mobilisierten Stoffe in der ersten Zeit nur zur Streckung bereits vorhandener Anlagen und nicht zur Neubildung dienen. Dies wäre erklärbar nach den Ansichten von Sachs und Goebel,[1] nach welchen die Vegetationspunkte und deren embryonale Gewebe als Anziehungszentren der verschiedenen Baumaterialien fungieren. Als solche Anziehungszentren wirken am abgeschnittenen Blatt die Vegetationspunkte der Adventivknospe, da andere Vegetationspunkte, die diese Anziehung an der intakten Pflanze ausübten, hier ausgeschaltet sind.

Zusammenfassung.

1. Abschneiden des Blattes von der Pflanze hat bei *Tolmiea Menziesii* Entwicklung der Wurzelanlagen und frühere Ausbildung der Sproßanlagen gegenüber den in normaler Lage befindlichen Blättern an der intakten Pflanze zur Folge.

2. Bei abgeschnittenen Blättern tritt die Entwicklung der Anlagen der ersten Adventivwurzeln auch bei solchen Knospen ein, bei denen die Lamina entfernt oder verdunkelt wurde, sowie bei jenen, bei welchen die Nerven der Mutterblätter eine Schädigung erfuhren.

3. Laminalose Pflanzen, sowie solche mit verdunkelter Lamina weisen meist eine nicht so große Länge der ersten Adventivwurzeln wie die Kontrollpflanzen sowie sehr geringe Bildung von Seitenwurzeln und später auftretenden Adventivwurzeln auf, während die Entwicklung dieser Wurzeln bei Blättern, deren Nerven in der Nähe der Knospe geschädigt wurden, sehr gefördert ist und zu einem Übertreffen des Wurzelsystems der Kontrollpflanzen führt.

4. Bei normalen, wie auch bei allen unter 2 erwähnten Knospen tritt auch Sproßbildung ein. Dabei zeigen laminalose Knospen eine anfänglich kräftige, später schwächere Entwicklung, so daß sie dann von den Normalpflanzen in der Größe der Sproßblättchenlamina und Länge der Blattstiele übertroffen werden. Pflanzen mit verdunkelter Lamina weisen hingegen eine hinter der normalen im allgemeinen nicht stark zurückstehende Entwicklung auf, während Pflanzen, bei welchen eine Nervenschädigung am Mutterblatt nahe der Knospe geschah, die Kontrolle weit überholen.

5. Unter Dunkelsturz gehaltene verschieden behandelte Blätter bilden weder Wurzeln noch Sprosse aus.

6. Störung der Korrelationsbeziehungen zwischen Blatt und Knospe durch Entfernung der Lamina oder Durchschneiden der Nerven des Mutterblattes in der Nähe der Knospe hat frühere Entwicklung der letzteren zur Folge.

---

[1] K. Goebel, l. p. 232.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

7. Gewisse Konstellationen der stofflichen Verhältnisse dürften bei alten Knospen zuerst zur Wurzelbildung, andere bei jungen zuerst zur Blattbildung führen.

8. Die Knospenreservestoffe dienen bei alten Knospen, deren Mutterblätter längere Zeit ungünstigen Vegetationsbedingungen ausgesetzt waren, zunächst der ersten Adventivwurzelbildung. Die weitere Entwicklung sowie die Bildung von Seitenwurzeln und neuen Adventivwurzeln geschieht bei allen Knospen hauptsächlich mit Hilfe der Assimilate des Mutterblattes, doch tragen auch die Assimilate der Sproßblätter dazu bei.

9. Bei jungen Knospen von Blättern, die nur eine kurze, aber günstige Wachstumszeit zu ihrer Entwicklung zur Verfügung hatten, bilden sich aus den Knospenreserven Sprosse.

10. Zur ersten Blattbildung sind die Assimilate des Mutterblattes nicht unbedingt nötig, vielmehr ist diese gefördert durch ein Nährstoffverhältnis $\frac{\text{Kohlehydrate}}{\text{mineralische Salze}}$, in welchem die mineralischen Salze eine verhältnismäßige Vermehrung gegenüber jenem Nährstoffverhältnis, welches der Wurzelbildung förderlich ist, erfahren haben.

11. Die Bildung der Blattanlagen wird der Zahl nach durch den ursprünglichen Ausbildungszustand der Knospen und unter gewissen Bedingungen durch raschen Verbrauch der zur Verfügung stehenden Stoffe bedingt, später aber durch Assimilate unterstützt.

12. In der intakten Pflanze muß die Verwertung der Stoffe und die Beeinflussung der Organbildung aus der Adventivknospe in anderer Weise vor sich gehen als im abgeschnittenen Blatt.

Literatur.

(1) Bernard, Noel, L'evolution dans la symbiose. Ann. des sciences nat. 1919, Neuvième série, Bot. Tome IX.

(2) Doposcheg-Uhlár J., *a)* Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 1911, Bd. II, p. 57.

(3) Dostal, R., Zur experimentellen Morphogenesis bei *Circaea* und einigen anderen Pflanzen. Flora 1911, Bd. III, n. F.

(4) Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908, p. 144, 164.

(5) Jacobi, H., Über den Einfluß der Verletzung von Kotyledonen auf das Wachstum von Keimlingen. Flora. 1910, p. 289.

(6) Klebs, G., Über Nachkommen künstlich veränderter Blüten bei *Sempervivum*, Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. 1909, p. 7.

(7) Küster, E., *a)* Pathologische Pflanzenanatomie. 1903, 1. Aufl., p. 143, 144.
b) 1916, 2. p. 145.

(8) Loeb, J., *a)* Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a harmone theory of these processes. Botanical Gazette 1917, T. 63, p. 25—49.

b) The law controlling the quantity of regeneration in the stem of *Bryophyllum calycinum*. Journal of General Physiology 1918, Bd. I, p. 81—96.

c) The physiological basis of morphological polarity in regeneration I. u. II. Journal of General Physiology. 1919, Bd. I, p. 337—362, Bd. II, p. 687—715.

d) The nature of the directive influence of gravity on the arrangement of organs in regeneration. Journal of General Physiology. 1920, Bd. II, p. 373—386.

e) Quantitative Laws in Regeneration II u. III. Journal of General Physiology. 1920, Bd. II, p. 651—657. 1922, Bd. IV, p. 447—461.

f) Theory of regeneration based on mass action. Journal of General Physiology. 1923, Bd. V, p. 831—852.

g) Les bases physico-chimiques de la regeneration, übersetzt von Mouton. Paris 1926.

(9) Lukasch, J., Die blattbürtigen Knospen bei *Tolmiea Menziesii*. Programm des Staats-Ob.-Gymn. in Mies. 1893/94, p. 1, 4, 6.

(10) Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 5. Aufl., 1922, p. 235.

(11) Pfeffer, Studien über Symmetrie u. spezielle Wachstumsursachen. Arbeiten des botanischen Institutes zu Würzburg. Bd. I, p. 77.

(12) Portheim, L., Über Formveränderungen durch Ernährungsstörungen bei Keimlingen mit Bezug auf das Etiolement. Sitzungsbericht der Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. CXVI, Abt. I, 1907, p. 76.

(13) Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg 1882, Bd. II, p. 455.

(14) Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. 1878, p. V, VI.

(15) Wiesner-Linsbauer, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 6. Aufl., 1920, p. 268.